云南植物研究 2008, 30 (3): 325～332
Acta Botanica Yunnanica DOI: 10.3724 SP.J.1143.2008.07239

季节性干旱胁迫对石灰山三种常绿优势树种的水分和光合生理的影响*

王爱英[1,2], 姜艳娟[1,2], 郝广友[1,2], 曹坤芳[1]**
(1 中国科学院西双版纳热带植物园, 云南 勐腊 666303; 2 中国科学院研究生院, 北京 100049)

摘要: 以西双版纳地区石灰山季节雨林三种优势常绿树种油朴 (*Celtis wightii*)、尖叶闭花木 (*Cleistanthus sumatranus*) 和轮叶戟 (*Lasiococca comberi* var. *pseudoverticillata*) 为材料, 研究了季节性干旱对树木枝条水分传导、最大光合速率 (A_{max}) 和渗透调节相关的叶片的生理生态特征等的影响。结果表明, 与雨季相比三种植物的叶片凌晨水势在旱季都有显著的降低, 说明该生境的植物在旱季遭受较为严重的土壤干旱胁迫。除油朴的枝条边材比导率 (K_s) 在旱季和雨季没有显著性差异外, 尖叶闭花木和轮叶戟的 K_s 在旱季都有显著的降低; 而枝条的叶比导率 (K_l) 三树种在两个季节间均无显著变化。K_l 在旱季没有显著性降低, 可能是常绿树种在旱季通过脱落部分叶片以调整其水力结构来保持较高的单位叶面积的水分供应。在旱季三树种 A_{max} 都有显著减小。K_s 和 K_l 都和 A_{max} 呈正相关关系, 说明了枝条木质部的水分传导对叶片光合作用有较直接的影响。三树种叶片膨压丧失点的水势和饱和渗透势在旱季也均显著降低, 表明三树种都通过较强的渗透调节来适应季节性的干旱。与同一生境中两种常见落叶树种相比较, 三树种木质部导管抵抗空穴化的能力较强, 能在较低的木质部水势下保持其水分传导, 以在旱季仍能维持叶片较为正常的生理功能。这些结果初步揭示了石灰山常绿优势树种通过水力结构的调整和渗透调节等来适应季节性干旱的策略。

关键词: 石灰山季节雨林; 干旱胁迫; 水分传导; 光合作用
中图分类号: Q 948 **文献标识码**: A **文章编号**: 0253-2700 (2008) 03-325-08

The Effect of Seasonal Drought to Plant Hydraulics and Photosynthesis of Three Dominant Evergreen Tree Species in Seasonal Tropical Rainforest of Xishuangbanna Limestone Area

WANG Ai-Ying[1,2], JIANG Yan-Juan[1,2], HAO Guang-You[1,2], CAO Kun-Fang[1]**
(1 *Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences*, Mengla 666303, China;
2 *Graduate University of Chinese Academy of Sciences*, Beijing 100049, China)

Abstract: To investigate the adaptive mechanisms of evergreen species to seasonal drought, we studied seasonal changes of plant hydraulics, photosynthesis and leaf osmotic related traits in three dominant evergreen species (*Celtis wightii*, *Cleistanthus sumatranus* and *Lasiococca comberi* var. *pseudoverticillata*) of a limestone mountain area of Xishuangbanna, SW China. Compared to the wet season, the predawn leaf water potential in the dry season is significantly lower in all the three species, indicating a relatively strong soil drought stress. During the dry season, sapwood specific hydraulic conductivity (K_s) was significantly lower compared to that of the wet season in *Cleistanthus sumatranus* and *Lasiococca comberi* var. *pseudoverticillata*, but there was no significant change in *Celtis wightii*. There was no significant change in leaf area

---

* **基金项目**: 国家重点基础研究发展计划 973 项目 (2006CB403207)
** **通讯作者**: Author for correspondence; E-mail: caokf@xtbg.ac.cn; Tel: 0691-8716732
收稿日期: 2007-10-15, 2007-12-20 接受发表
作者简介: 王爱英 (1981-) 女, 在读硕士研究生, 主要从事生理生态学研究。E-mail: aiyingwqepq@163.com

specific hydraulic conductivity (K_l) between the two seasons in all the three species, which may caused by the adjustment in hydraulic architecture through partial loss of leaves during the dry season. In the dry season, maximum carbon assimilate rate (A_{max}) was significantly lower than that of the wet season in all the three species. There were strong correlations between A_{max} and both of the two hydraulic traits (i.e. K_s and K_l), especially during the wet season, indicating a relatively strong independence of photosynthesis to water transport in stems. Leaf turgor loss point osmotic potential and saturation osmotic potential during the dry season were both significantly lower in all the three species, indicating a strong osmotic adjustment in adaptive to seasonal drought. Compared to the two co-occurring deciduous species, the ability to tolerate drought-induced cavitation in stem xylems were substantially higher in the three evergreen species. These results indicated that the adaptation of these three evergreen species to seasonal drought mainly involves an adjustment in hydraulic architecture and a strong osmotic regulation in leaves.

Key words: Limestone seasonal rainforest; Seasonal drought; Hydraulic conductivity; Photosynthesis

岩溶地质在我国分布广泛，出露的岩溶占国土面积的1/7，尤其是我国西南地区是世界上连片分布面积最大的岩溶地区，构成独特的地貌景观。热带亚热带岩溶山地土层很薄，偏碱性，土壤养分元素有效态含量往往较低（章程和袁道先，2005）。石灰岩是岩溶地质的一种，石灰岩山体主要由碳酸盐岩石组成，土层很薄，土壤稀少，许多植物就长在裸露的岩石上。石灰山植被的主要类型是热带季节性雨林，是一类干性热带森林，其生物多样性十分丰富，含有许多岩溶特有植物，如油朴、尖叶闭花木等（王洪等，1997）。由于石灰岩山地严酷的生境，生态系统十分脆弱，破坏后很难恢复，导致严重的水土流失、环境退化，生物多样性丧失（单洋天，2006）。石灰山岩石之间和下边常有许多空隙、空洞而漏水，故即使在多雨的湿润地区，植物也频繁遭受干旱胁迫。石灰岩在云南占有较大的面积，在西双版纳地区约占19%。而且西双版纳地区一年有半年的干旱，石灰山植物遭受的干旱胁迫更加严峻。在干旱胁迫条件下如何保持有效的水分运输，对植物维持正常的生理功能具有十分重要的意义。

在遭受较为严重干旱胁迫时，导管内的水势降低，水柱受到的张力增大，导管可能形成空穴化（Cavitation）发生栓塞，严重影响木质部的导水能力（Zimmermann，1983）。空穴化是在水分胁迫情况下，水势下降导致张力增大并使木质部中的导管产生气泡的现象，使导管栓塞，水分传导速率降低。因而木质部导管较强的抵抗气穴化的能力对干旱条件下生长的植物至关重要。

水分胁迫下叶片通过渗透调节主动降低渗透势是一种重要的适应方式（Smirnoff，1998），是植物适应水分条件变化较大的生境条件的一种重要策略。渗透调节是叶片细胞通过增加小分子有机物，如甜菜碱、可溶性糖和脯氨酸等的含量来实现的（Hanson等，1979）。渗透调节能增加细胞溶质浓度，降低渗透势，保持膨压，缓和脱水胁迫，有利于保持水分和细胞各种生理过程的正常进行（Taylor，1996）。

光合作用是大多数维管植物唯一的碳吸收机制，水分亏缺在很大程度上限制光合作用的进行，光合作用能力和水分传导能力存在相互协同的关系（Santiago等，2004）。干旱胁迫会导致气孔关闭，甚至损伤叶肉细胞、降低光合酶的活性，使植物的光合速率降低（Lawlor and Cornic，2002）。枝条木质部的导水率参数，如叶比导率（K_l）与最大净光合速率（A_{max}）和气孔导度（gs）均成显著正相关。比如当由于树冠修剪等原因造成K_l增大时，A_{max}和gs通常也会相应增加（Meinzer and Grantz，1991；Pataki等，1998）。

目前热带雨林中一些树种的水力结构特征已经有了一些研究（Brodribb等，2002），但是对水分传导和光合作用的关系以及水分传导的季节性变化研究还较少。热带季节雨林因为其在旱季较为严重的干旱，为研究植物在水分胁迫下的适应策略和响应机制提供了很好的条件。本实验选取了石灰山热带季节雨林中三种常绿优势树种，研究了其水力结构、渗透调节能力和光合速率等的季节变化，旨在探讨石灰岩地区优势树种对季节性干旱的适应策略。

1 材料与方法

1.1 研究区域概况和实验材料

实验地选在中国科学院西双版纳热带植物园的石灰山热带季雨林（21°54′35″N，101°16′52″E，海拔 640 m）中。该地区的土壤为石灰岩砖红壤，年平均气温约 21℃，一月平均气温 15℃，七月平均温度 25℃，年降水量约 1 500 mm。干湿季分明，6～10 月份为雨季，此时气候湿热，集中了全年降水的 85%；干季长达半年（11 月～次年 4 月），尤其是 3～4 月，日照强烈、气温高，相对湿度低，是一年中最旱的时期。

本实验选取该生境中的 3 种常绿优势树种：油朴（*Celtis wightii*）、尖叶闭花木（*Cleistanthus sumatranus*）和轮叶戟（*Lasiococca comberi* var. *pseudoverticillata*）为实验材料。其中油朴属榆科（Ulmaceae），其它两种属大戟科（Euphorbiaceae）。3 种植物都是该地区石灰山季雨林的建群种。所选植株的高度在 10～25 m 之间。季节变化的生理生态指标的测定分别在 2006 年的旱季（3～4 月）和雨季（7～8 月）进行。

1.2　测定方法

1.2.1　叶片水势　分别在雨季（6 月 13～21 日）和旱季（4 月 18～25 日），每株树木选取 3～5 个阳生的叶片，每种 4 株，采用压力室法（SKPM 1400，Skye，UK）测定叶片的凌晨水势（Ψ_{pd}）和正午水势（Ψ_{md}）。

1.2.2　枝条水力导度和胡伯尔值　分别在雨季和旱季晴天的日出之前（6：30～8：00 AM），剪取向阳生长的长度约 1～1.5 m 的末端枝条，立即将枝条插入水中，然后在水下剪掉切口端约 2 cm，防止空气进入枝条导管。枝条上的叶片用黑色塑料袋密封，防止蒸腾。每株树剪取 4 个枝条带回实验室测定枝条的导水率。在水下截取约 6～25 cm 的无分枝的枝条小段，用刀片切去枝条两端的树皮，连接到测定水分传导速率的装置上测定水分传导速率（K_h）（Tyree and Ewers，1991）。定义 K_h 为单位时间内通过一个离体茎段的水流速度（F，$kg\cdot s^{-1}$）与引起该茎段水流动的压力梯度（dp/dx，$MPa\cdot m^{-1}$）的比值，即 $K_h = F / (dp/dx)$（Sppery 等，1988）。利用重力使亚甲基兰染色液流经茎段 20 min，使边材染色。截取枝条中部小段，用刀片切割平整后测定枝条和心材（未染色部分）直径，计算边材面积（SA）。边材比导率（K_s）为单位茎段边材横截面积的导水率。用 LI-3000A 叶面积仪（LI-COR，USA）测定枝条上的叶片总面积（LA）。K_l（K_h/LA）为枝条用叶面积标准化后的导水率。胡伯尔值（HV）为单位叶面积所占的边材面积（SA/LA），反映可供茎末端单位面积叶片水分的边材横截面积。

1.2.3　光合作用　光合作用测定分别在雨季（7 月 7 日～15 日）和旱季（3 月 15 日～23 日）选择晴天进行。于上午 9：30～11：30 剪取向阳生长的枝条，立即放入水桶内，在水下剪去一小段切口处的枝条。立即用便携式光合仪（LI-6400，LI-COR，Nebraska，USA）测定叶片的净光合速率（A_{net}）。选取每个种的代表植株测定从光强 0～1 500 μmol m^{-2} s^{-1} 梯度下的 A_{net}，对结果的分析表明在 1 000 μmol m^{-2} s^{-1} 时 3 个种的光合速率都已饱和，因此统一在 1 000 μmol m^{-2} s^{-1} 光强下测定 A_{max}。每个种选取 4 个植株，每株测定 3～5 个叶片。待数据稳定后（一般 3～5 min）记录叶片的 A_{max}。

1.2.4　叶片 P-V 曲线　于早上 7：00～8：30 从野外采集阳生的带有叶片的小枝，迅速放入水桶内，用黑色塑料袋密封，防止蒸腾作用，带回实验室，测定前放置两小时使叶片吸水饱和。取生长状况良好的叶片迅速测定其饱和重量。用压力室法测定其水势，然后测该水势相对应的鲜重。将叶片放置在实验台上待水势下降 0.3 MPa 左右（需 1 分钟至几十分钟不等），再次测定其水势和重量，如此重复测定直至叶片水势下降不明显为止。测定完成后将叶片放到 80℃的烘箱中 48 h，测其干重，计算叶片的相对含水量（Tyree and Richter，1981）。每种树木选择 6～8 个叶片进行测定。通过拟合叶片水势和相对含水量曲线的程序（Schulte and Hinckley，1985），计算叶片膨压丧失点的水势（π^0）和饱和渗透势（π^{100}）。

1.2.5　枝条的脆弱性曲线　枝条的脆弱性曲线测定于 2007 年 11 月进行。脆弱性曲线是通过测定枝条在不同木质部水势下其水分传导速率相对最大的导水率下降的百分比而作出的，反映枝条对水分胁迫的抵抗能力（Sperry 等，1988）。在凌晨采取每个树种的 4～6 个长而分枝较少的枝条，然后将枝条放入有湿毛巾的黑色塑料袋内密封防止枝条进一步失水。到达实验室后把枝条取出使不同枝条自然失水不同的时间（0 分钟到若干小时不等）降低到不同的水势，然后将枝条密封在有湿毛巾的黑色塑料袋内约 1～2 个小时，枝条的各个部分水势达到平衡后选取 2～3 个叶片用压力室法测定其水势计算其平均值，此时的叶片水势也即为其附着的枝条木质部的水势。若叶片间最大水势差异超过 0.2MPa 则放回塑料袋重新平衡。水下剪取与叶片相连的一小段无分枝的茎段连接到测定水分传导速率的装置上测定该水势下该茎段的自然水流速率（J_i）（Tyree and Sperry，1989）。该步骤完成后，给枝条施加 0.1MPa 的压力使水分流经该段枝条 20～60 min，将枝条木质部发生空穴化的导管内的气泡移除，使水流速度达到一个平稳的状态，此时测定该枝条的最大水流速率（J_{max}）。由于 K_h 与 J_i 成正比，所以在实际操作时为避免测定木质部边材面积，我们用 J_i 代替 K_h 计算水分传导丧失百分率（PLC）。PLC 通过以下公式计算可得：$PLC = 100\ (J_{max} - J_i) / J_{max}$ 通过该脆弱性曲线得出丧失 50%水分传导速率的木质部水势（*P*50）。

1.3　数据分析

用 SAS（SAS，Cary，NC，USA）软件进行数据分析，用 *t* 检验（Tukey HSD）比较 2 个平均数之间的差异显著

性，用单因素方差分析（one-way ANOVA）比较多个平均数之间的差异显著性。

2 结果分析

2.1 叶片凌晨水势和正午水势的季节变化

旱季3种植物 Ψ_{pd} 都显著降低（$P < 0.05$）（图1：a）；轮叶戟的 Ψ_{md} 在旱季显著减小（$P < 0.05$）（图1：b），油朴和尖叶闭花木的 Ψ_{md} 在旱季有所降低但统计上不显著。

2.2 枝条导水率和胡伯尔值的季节变化

尖叶闭花木和轮叶戟的 K_s 在旱季显著降低（$P < 0.01$）（图2：a），分别降低30%和38%。但在油朴中 K_s 两季节间差异不显著。3种植物的 K_l 季节间没有显著差异，但在旱季都有不同程度的升高（图2：b）。旱季尖叶闭花木和轮叶戟的HV显著增大（$P < 0.05$）（图2：c），而油朴的HV没有显著的季节变化。

2.3 最大净光合速率的季节变化

旱季3种植物的 A_{max} 显著降低（图3）。其中轮叶戟的 A_{max} 下降的幅度最大，下降了70%；其次为尖叶闭花木，下降了68%；油朴的 A_{max} 下降幅度最低，为36%。

3树种的 K_l 与 A_{max} 呈显著正相关，K_s 与 A_{max} 之间在雨季呈显著正相关关系（图5：a，b）；在旱季虽然 K_s 与 A_{max} 呈正相关，但相关性不显著（$P > 0.05$）。在图中也明显可以看出，在相同的 K_s 和 K_l 下雨季的 A_{max} 是旱季的2～3倍。

2.4 叶片的渗透调节能力

与雨季相比，旱季3种植物的 π^0 显著性降低（图4：a）。其中尖叶闭花木的 π^0 从 -1.7 MPa降低到 -3.5 MPa，降幅最大为105.9%，轮叶戟的 π^0 降低70.0%，油朴的 π^0 降低幅度最小为42.3%。与雨季相比，旱季3种植物的 π^{100} 也显著性降低（图4：b），其中尖叶闭花木的 π^{100} 由 -1.5 MPa到 -3.2 MPa，降低113.3%，轮叶戟的 π^{100} 降低70.6%，油朴的 π^{100} 降低41.7%。三树种的 π^0 与 Ψ_{pd} 呈显著正相关（图5：c）。

2.5 枝条的脆弱性曲线

油朴、尖叶闭花木和轮叶戟的 $P50$ 分别为 -1.46 MPa，-3.13 MPa和 -1.6 MPa；同生境两个共生落叶树种白花羊蹄甲和毛紫薇的 $P50$ 分别为 -0.85 MPa和 -1.24 MPa。由此可以看出3种常绿树种的 $P50$ 明显比同一生境下的两种落叶树种的低（图6）。

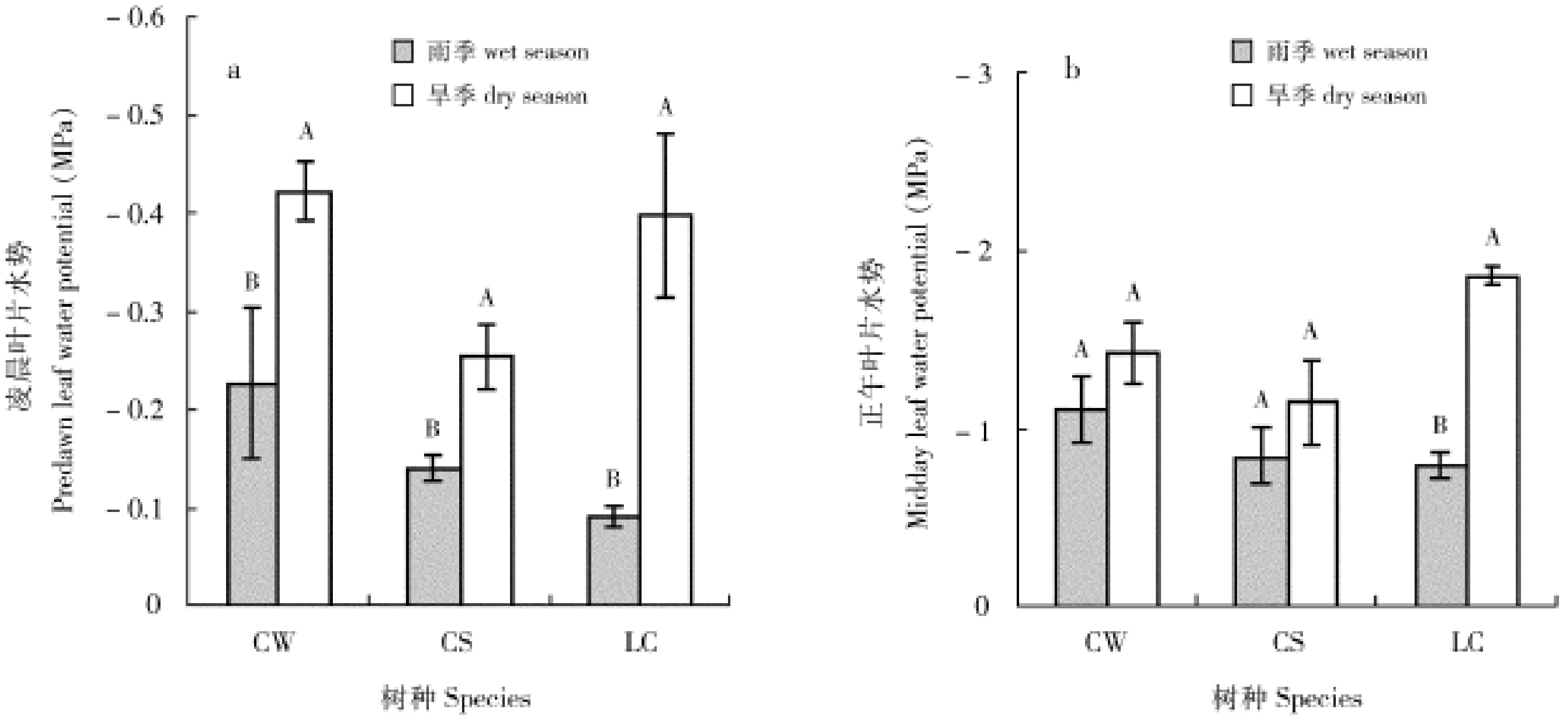


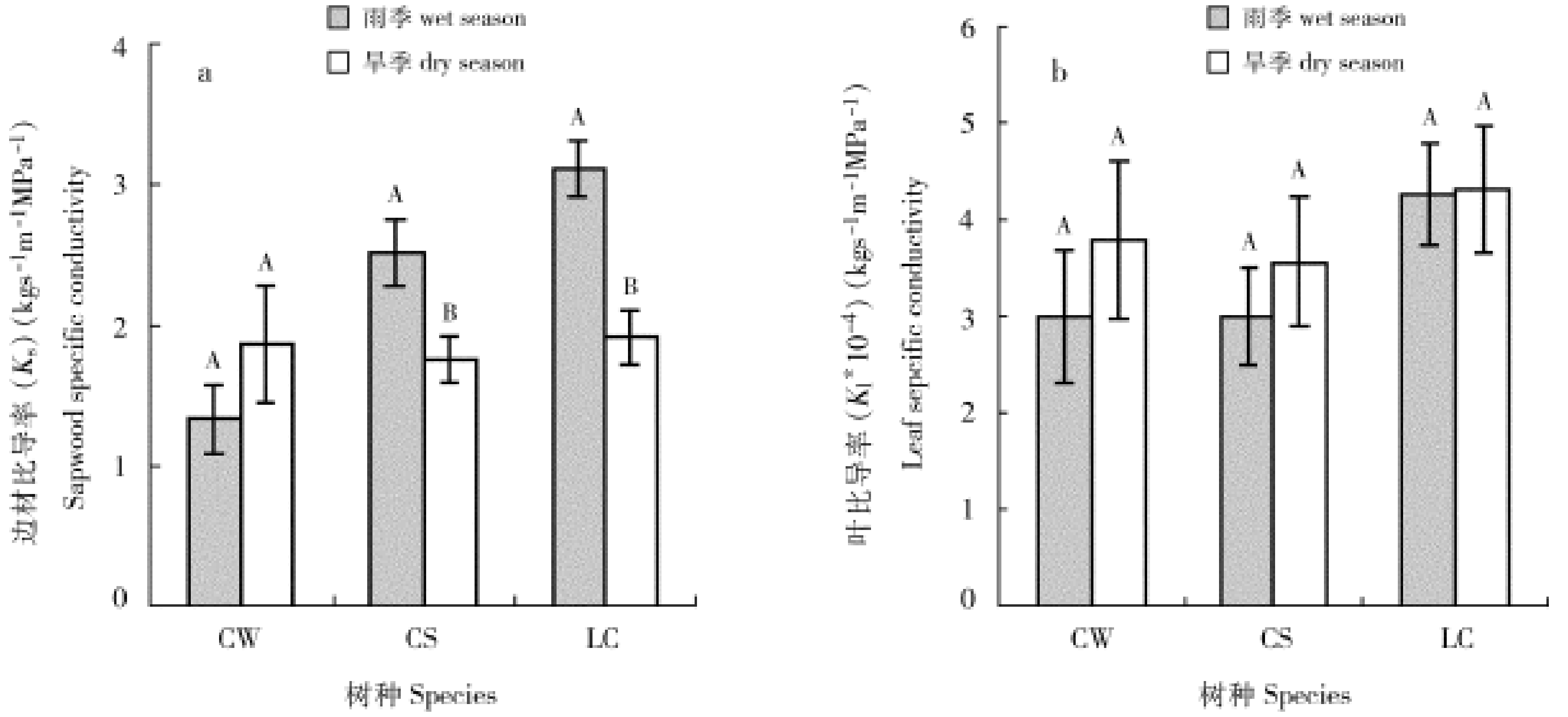
图1 雨季和旱季3种植物凌晨叶片水势（a）和正午叶片水势（b）的变化

CW：油朴；CS：尖叶闭花木；LC：轮叶戟。不同大写字母（A，B）表示种内季节间具有显著性差异（$P < 0.05$）。数据为平均值±标准误（n = 4）

Fig.1 Seasonal changes of predawn leaf water potential (a) and midday leaf water potential (b) of three tree species

CW: *Celtis wightii*; CS: *Cleistanthus sumatranus*; LC: *Lasiococca comberi* var. *pseudoverticillata*

Different capital letters of the bars indicate significant differences between wet and dry season. $P < 0.05$. Data are Means±SE (n = 4)



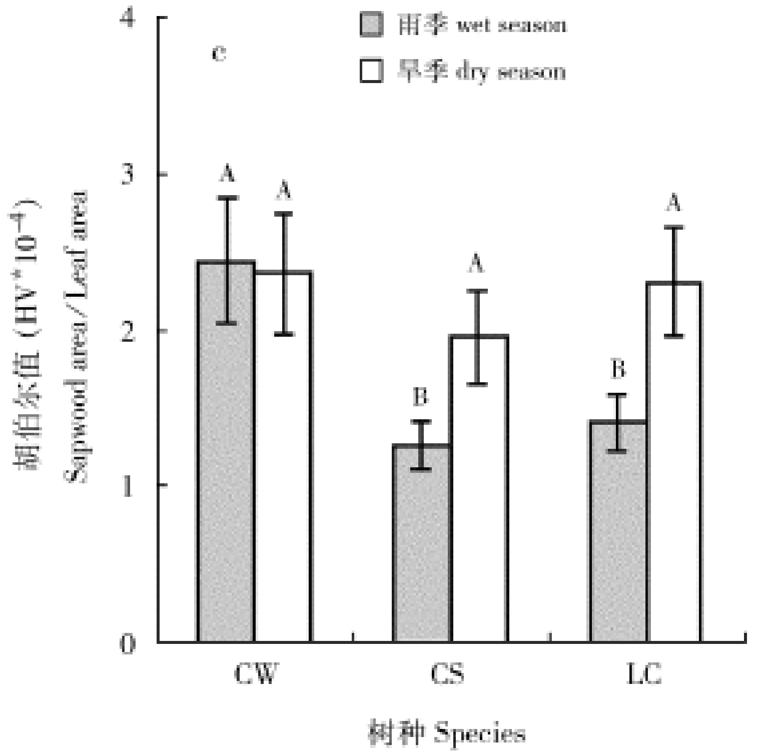


图 2　旱季和雨季三种植物边材比导率 (a)、叶比导率 (b) 及胡伯尔值 (c) 的变化

数据为平均值±标准误 (n = 4)

Fig. 2　Seasonal changes of sapwood specific hydraulic conductivity (a), leaf-specific hydraulic conductivity (b) and Huber Value (c) of three tree species. Data are Means±SE (n = 4)

3　讨论

旱季较雨季三树种的 Ψ_{pd} 显著下降 (**图** 1: a)，**而一般认为叶片 Ψ_{pd} 反映根系所在的土壤的水分条件** (Singh 等，1990)，**这表明石灰山季雨林的土壤水势在旱季显著降低**，3 **树种在旱季都受到了较强的土壤干旱胁迫。**3 **个树种的 Ψ_{md} 在旱季也都有不同程度的降低，尤其在轮叶戟中降低最为明显，并且其值低于该种的** *P*50 **值。**

与水势的变化趋势一致，尖叶闭花木和轮叶戟 K_s 显著减小，说明两种植物均在干旱胁迫下导管产生不同程度的空穴化而发生栓塞。但是在油朴中 K_s 没有显著的变化，可能是由于油朴具有较为保守的用水方式，其光合速率因此也较低。其叶片的形态结构也明显不同于另外两个种，如叶片厚度和上表皮的厚度显著比其它两种的大 (**未发表数据**)，**而具有此种特征的叶片一般具有较强的保水能力** (Bosabalidis and Kofidls，2002)，**在大气干旱时水势降低较慢，因而降低了导管发生空穴化的可能性。**

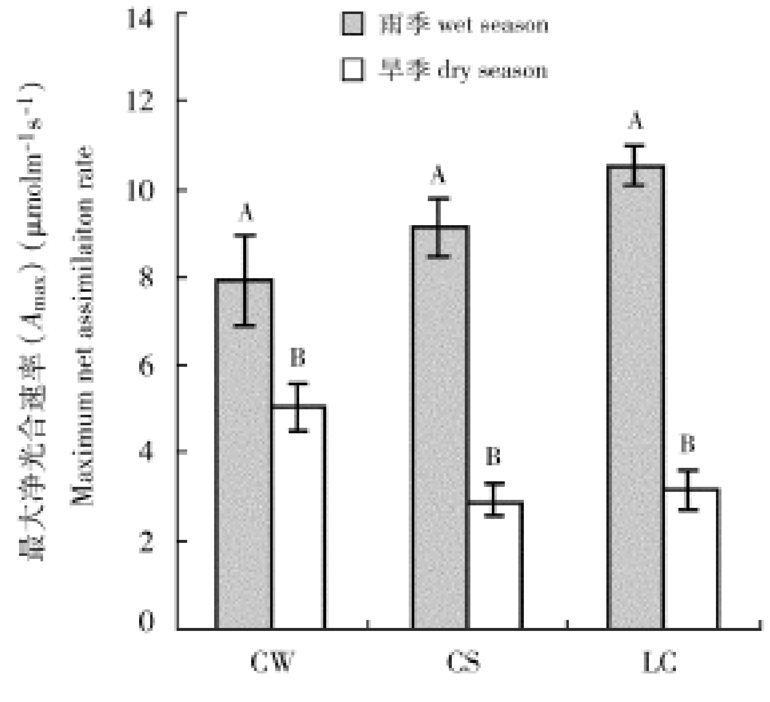


图 3　旱季和雨季三树种最大净光合速率

数据为平均值±标准误 (n = 4)

Fig. 3　Seasonal changes of maximum net assimilation rate of three tree speices. Data are Means±SE (n = 4)

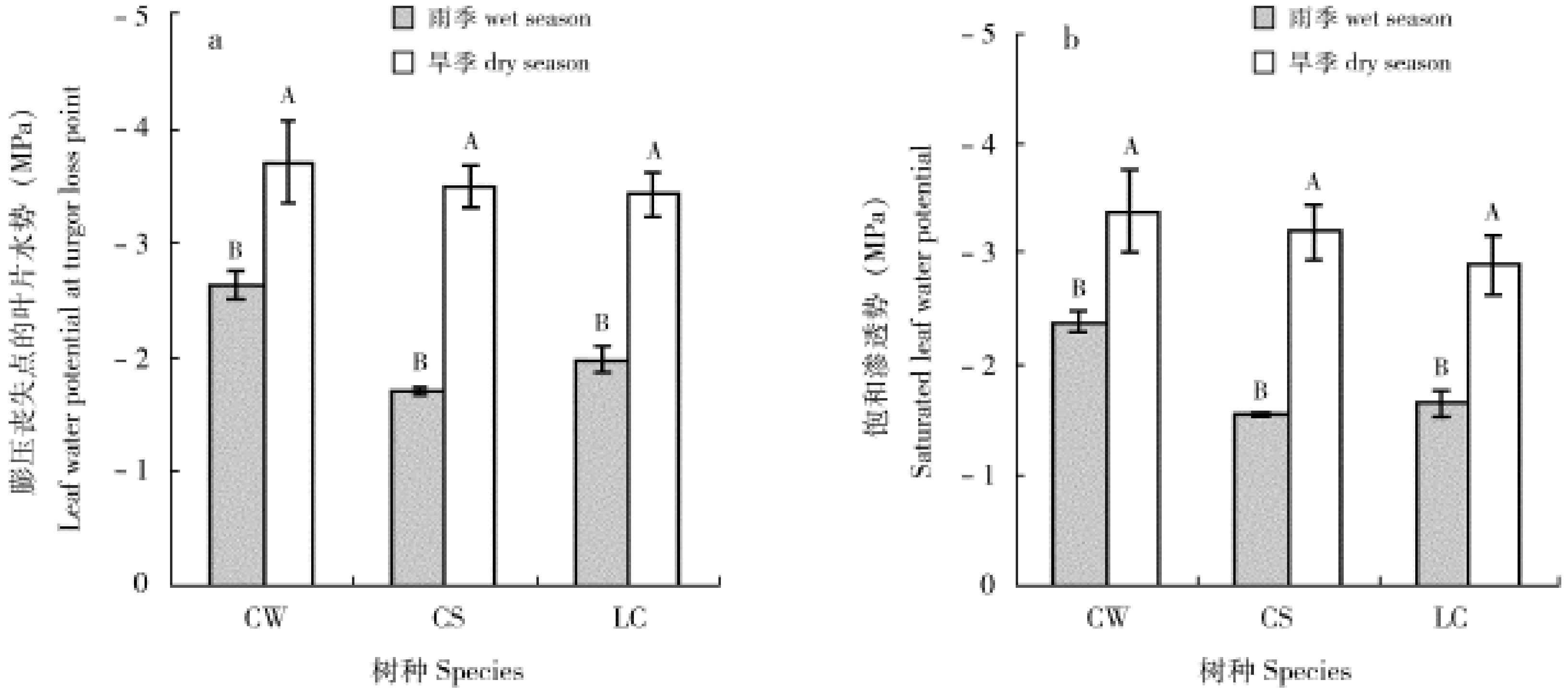
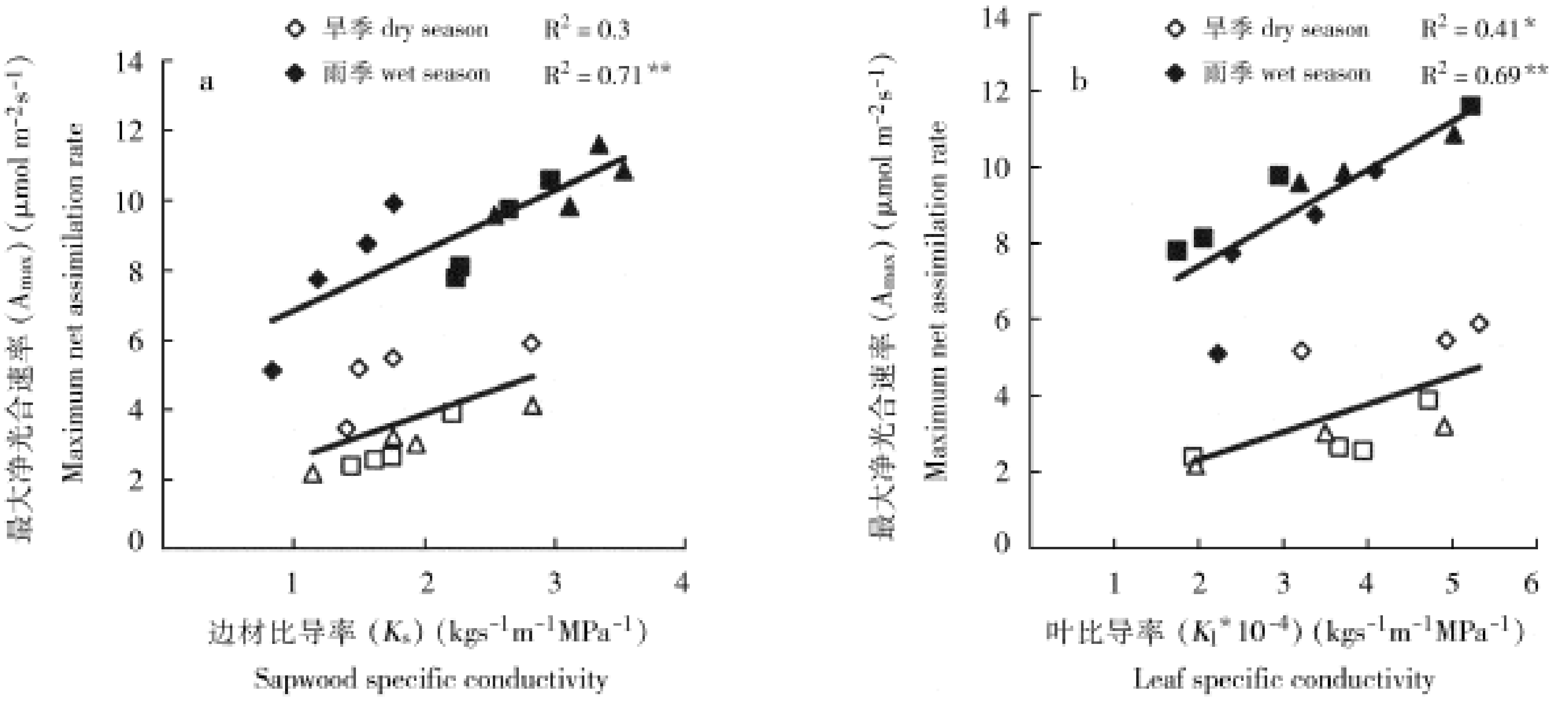


图 4　膨压丧失点的水势（π^0）和饱和渗透势（π^{100}）的季节变化

数据为 5～8 个叶片数据的平均值±标准误．不同大写字母（A，B）表示种内季节间具有显著性差异（$P < 0.05$）

Fig. 4　Seasonal changes of leaf water potential at turgor loss point and saturated leaf water potential of three tree species

Data are Means±SE（n = 5～8）. Different capital letters of the bars indicate significant differences between dry and wet seasons. $P < 0.05$



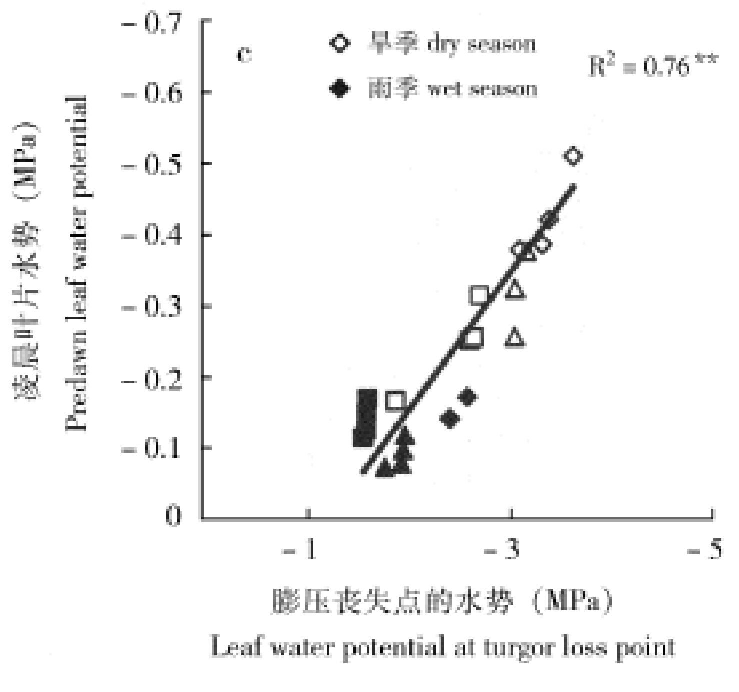


图 5　边材比导率（a）、叶比导率（b）与最大净光合速率；凌晨叶片水势（ψ_{pd}）与膨压丧失点的叶片水势（π^0）（c）的关系

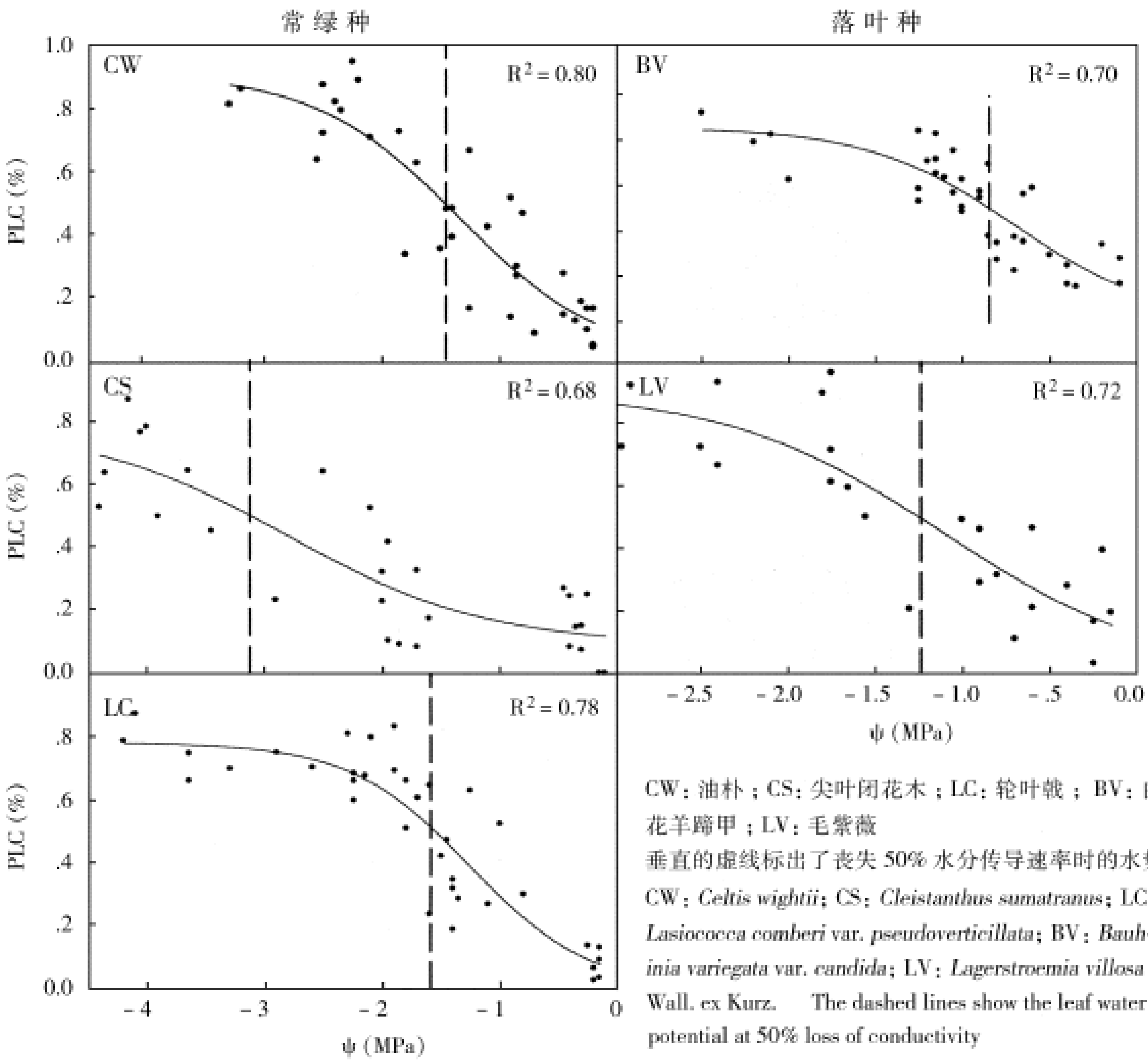
油朴（◇）、尖叶闭花木（□）、轮叶戟（△）数据为每个树种的平均值（n=3~4）

Fig. 5　Relationship between sapwood specific conductivity（K_s）（a），leaf specific conductivity（K_l）（b）and maximum net assimilation rate（A_{max}）; between predawn leaf water potential（ψ_{pd}）and leaf water potential at turgor loss point（π^0）（c）

Each point stands for the mean for each individual（n=3~4）.

（◇）*Celtis wightii*，（□）*Cleistanthus sumatranus*，

（△）*Lasiococca comberi* var. *pseudoverticillata*



CW：油朴；CS：尖叶闭花木；LC：轮叶戟；BV：白花羊蹄甲；LV：毛紫薇

垂直的虚线标出了丧失 50% 水分传导速率时的水势

CW：*Celtis wightii*；CS：*Cleistanthus sumatranus*；LC：*Lasiococca comberi* var. *pseudoverticillata*；BV：*Bauhinia variegata* var. *candida*；LV：*Lagerstroemia villosa* Wall. ex Kurz.　The dashed lines show the leaf water potential at 50% loss of conductivity

图 6　石灰山三种常绿树种和两种落叶树种末端枝条的脆弱性曲线

Fig. 6　Vulneralbility curves of 3 evergreen species and 2 deciduous species in limestone area

通过与两种共生的优势落叶树种的比较，我们发现 3 种常绿植物的 $P50$ 明显要高于另外两个共生的落叶种。这是由于常绿树种具有相对较小的导管，抵抗空穴化的能力较强；而落叶树种导管直径较大，导水率较高但是抵抗空穴化的能力较弱。这反映了高的导水率和强的抗空穴化能力间的一种权衡协调关系（Martinez-Vilalta 等，2002）。也反映了不同植物的不同的适应环境的策略。

植物通过改变水分传导的特性适应季节变化，以致于达到一种适合生长的水分平衡状态（Tyree and Ewers，1991），如：土壤干旱条件下引起 K_l 的增加（Hacke 等，2000；Cinnirella 等，2002），降低叶片 - 土壤间的压力差，进而降低木质部栓塞化产生的几率（Tyree and Ewers，1991）。本研究中 3 个种的 K_l 在季节间都没有显著性差异，但都有不同程度的升高。HV 除在油朴中没有显著变化外，在其他两个种都有显著升高。由此说明，尖叶闭花木和轮叶戟在旱季通过脱落部分叶片，来缓解由于 K_s 降低造成的水分供应的不足，使得 K_l 不但没有下降反而有所升高，从而保证了单位叶面积分配到的枝条导水率不会下降。然而，在旱季即使 K_l 有所升高，其 A_{max} 仍然较雨季有非常明显的降低（图 3，图 5：b）。这说明，除了水分以外其它的因素也对叶片光合作用产生了影响。旱季较强烈的日照、较高的温度和较低的大气湿度，可能使得气孔开放降低，光合作用系统也可能受到了一定程度的抑制。雨季 K_s、K_l 和 A_{max} 成显著正相关，旱季相关不显著（图 5：a，b）。这也反映了在旱季除水分外其它因素也影响到了植物的光合作用。

旱季较雨季3树种 π^0 和 π^{100} 均显著下降（图4），π^0 是植物耐水分胁迫的一个重要指标，π^0 越低，表明该种植物维持膨压的能力越强（张建国等，1994）。常绿植物的叶片在降雨有着较强的季节变化的环境中必须经历干旱时期。其适应性有几种情况，常绿植物可能有发达的根系，可以吸收深层土壤水分（Cao，2000；Querejeta 等，2007）；有些植物体内有发达的贮水组织，供植物干旱时期使用；此外，通过渗透调节维持细胞的膨压和维持较正常的生理功能。旱季较雨季3树种 π^0 和 π^{100} 都显著下降，说明3树种在旱季缺水条件下能够自主进行渗透调节，保持植物在较低的水势下进行正常的叶片生理活动，把伤害降到最低。π^0 和 ψ_{pd} 成显著正相关（图5：c），ψ_{pd} 越低，植物 π^0 越低，反映了叶片根据植物的水分状况自主调节其渗透能力。

综上所述，本实验初步揭示了该地区3种常绿优势树种从雨季到旱季水分传导、光合作用和渗透能力等的变化趋势。从其水力结构调整、渗透调节能力和抵抗木质部导管空穴化能力等方面探讨了其适应石灰山环境季节干旱的机理。为进一步研究石灰山热带季雨林树种对季节性干旱的适应奠定了基础。

致谢 张教林、章永江和陈军文在实验操作、数据分析和论文写作等方面的指导；马宏和杨映斌对实验的协助。

〔参考文献〕

Bosabalidis AM, Kofidls G, 2002. Comparative effects of drought stress on leaf anatomy of two olive cultivars [J]. *Plant Sci*, **163**: 375—379

Brodribb TJ, Holbrook N, Gutiérrez MV, 2002. Hydraulic and photosynthetic co-ordination in seasonally dry tropical forest trees [J]. *Plant Cell and Environ*, **25**: 1435—1444

Cao KF, 2000. Water relations and gas exchange of tropical saplings during a prolonged drought in a Bornean heath forest [J]. *J Trop Ecol*, **16**: 101—116

Cinnirella S, Magnani F, Saracino A *et al.*, 2002. Response of a mature *Pinus laricio* plantation to a three-year restriction of water supply: structural and functional acclimation to drought [J]. *Tree Physiol*, **22**: 21—30

Hacke UG, Sperry JS, Pittermann J, 2000. Drought experience and cavitation resistence in six shrubs from the Great Basin [J]. *Utah Basic Appl Ecol*, **1**: 31—41

Hanson AD, Nelson CH, Pederson AR *et al.*, 1979. Capacity for proline accumulation during water stress in barley and its implications for breeding for drought resistance [J]. *Crop Sci*, **19**: 489—493

Lawlor DW, Cornic G, 2002. Photosynthetic carbon assimilation and associated metabolism in relation to water deficits in higher plants [J]. *Plant Cell and Environ*, **25**: 275—294

Martinez-VilaltJ, Prat E, Oliveras I *et al.*, 2002. Xylem hydraulic properties of roots and stems of nine Mediterranean woody species [J]. *Oecologia*, **133**: 19—29

Meinzer FC, Grantz DA, 1991. Coordination of stomatal, hydraulic, and canopy boundary layer properties: do stomata balance conductances by measuring transpiration? [J]. *Physiol Plant*, **83**: 324—329

Pataki DE, Oren R, Phillips N, 1998. Responses of sap flux and stomatal conductance of *Pinus taeda* trees to stepwise reductions of leaf area [J]. *J Exp Bot*, **49**: 871—878

Querejeta JI, Estrada-Medina H, Allen MF *et al.*, 2007. Water source partitioning among trees growing on shallow karst soils in a seasonally dry tropical climate [J]. *Oecologia*, **152**: 26—36

Santiago LS, Goldstein G, Meinzer FC *et al.*, 2004. Leaf photosynthetic traits scale with hydraulic conductivity and wood density in Panamanian forest canopy trees [J]. *Oecologia*, **140**: 543—550

Schulte PJ, Hinckley TM, 1985. A Comparison of pressure-volume curve data analysis techniques [J]. *J Exp Bot*, **36**: 590—602

Shan YT (单洋天), 2006. Analysis of limestone and it's geological influence in Southwest China [J]. *Carsol Sin* (中国岩溶), **25**: 163—167

Singh M, Srivastava JP, Kumar A, 1990. Effect of water on water potential components in wheat genotypes [J]. *Plant Physiol*, **33**: 312—317

Smirnoff N, 1998. Plant resistance to environmental stress [J]. *Curr Opin Biotech*, **9**: 214—219

Sperry JS, Donnelly JR, Tyree MT, 1988. A method for measuring hydraulic conductivity and embolism in xylem [J]. *Plant Cell and Environ*, **11**: 35—40

Taylor CB, 1996. Proline and water deficit: ups and downs [J]. *Plant Cell and Environ*, **8**: 1221—1224

Tyree MT, Ewers FW, 1991. The hydraulic architecture of trees and other woody plants [J]. *New Phytol*, **119**: 345—360

Tyree MT, Richter H, 1981. Alternative methods of analyzing water potential isotherms: some cautions and clarifications [J]. *J Exp Bot*, **32**: 643—653

Tyree MT, Sperry JS, 1989. Vulnerability of xylem to cavitation and embolism [J]. *Annu Rev Plant Mol Biol*, **40**: 19—48

Wang H (王洪), Zhu H (朱华), Li BG (李保贵), 1997. The vegetation on limestone in Xisuangbanna [J]. *Guihaia* (广西植物), **17** (2): 101—117

Zhang C (章程), Yuan DX (袁道先), 2005. The progress of global contrastive study on karst ecosystem [J]. *Carsol Sin* (中国岩溶), **24**: 83—88

Zhang JG (张建国), Li JY (李吉跃), Jiang JP (姜金璞), 1994. Hydraulic parameters of manpower forest in Beijing west [J]. *J Beijing Forestry Univ* (北京林业大学学报), **16** (1): 1—12

Zimmerman MA, 1983. Xylem Structure and the Ascent of Sap [M]. Berlin: Springer-Verlg